

2006. ÉVI SZAKMAI ZÁRÓJELENTÉS

Témavezető neve: **Dr. Székely Tamás**

A téma címe: **Az utódgondozási rendszer szerepe a függőcinege ivari allokációjában**

A kutatás időtartama: **2003-2006**

A pályázat száma: **T043390**

Ebben az OTKA pályázatban egy nehéz és ambiciózus kutatási program megvalósítására vállalkoztunk. Témaválasztásunk jogosságát indokolja, hogy időközben a szexuális konfliktus kiemelkedő kutatási területté vált, amit egy új könyv (Arnqvist & Rowe 2005), áttekintő dolgozatok (Chapman *et al.* 2003, Houston *et al.* 2005) és a Royal Society Discussion Meeting (2005 május 9-11, London) igazolnak.

A függőcinege utódgondozási rendszerét két fő megközelítésben vizsgáltuk: terepi megfigyelésekkel (lásd 1, 3, 6, 7, 8, 9, 10, 11 és 12 pontok), és aviáriumi kísérletekkel (lásd 2, 4 és 5 pontok). Jelentős előrehaladást értünk el a kutatási programunk megvalósításában, és a leglényegesebb eredményeink az alábbiak:

1. Terepmunka folytatása

Folytattuk a fehértavi függőcinege populáció egyedi jelöléses vizsgálatát 2003, 2004 és 2005 években. Az intenzív terepmunka a jelentés megírásának idején, 2006-ban is folyik. Évente 150-200 fészek sorsát követjük, egyedileg jelölünk körülbelül 50 hím és 30 tojó függőcinegét, és fémgyűrűzzük az összes követett fészekből kirepült fiókát.

2. Aviáriumi kísérletek

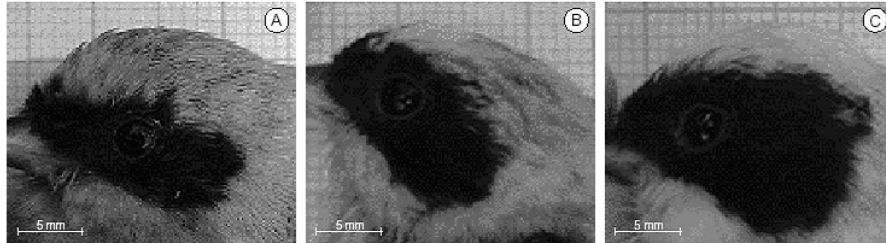
Felépítettünk és berendeztünk öt beltéri aviáriumot és egy hatrészes kültéri aviáriumot az ELTE Gödi Biológiai Állomásán területén (**1. ábra**). Kidolgoztuk a függőcinege fogságban tartásának körülményeit, és bizonyítékot nyertünk, hogy a függőcinegék képesek fészeképítésre és tojásrakásra az általunk teremtett körülmények között.



1. ábra. A Gödi Biológiai Állomásán felépített és berendezett beltéri aviárium (baloldali kép), és kültéri aviárium (jobboldali kép).

3. Szexuális szelekció vizsgálata

A nőstény függőcinegék párválasztását potenciálisan befolyásoló hím jellegek közül három tulajdonság hatását vizsgáltuk: szemsáv méret, ének repertoár és fészek méret. Eredményeink szerint a tojók preferálják a nagyobb szemsávú hímeket (Kingma *et al.* MS), akárcsak a nagyobb repertoár-méretű egyedeket (Menyhárt *et al.* MS). A korábbi vizsgálatokkal ellentétben (Hoi *et al.* 1994, Schleicher *et al.* 1996) a fészekméret nem befolyásolja a hímek pártalálási idejét (Szentirmai 2005). Ezen eredményeink konzisztensek a szexuálisan dimorf szemcsikmérettel, ugyanis a hím függőcinegéknek nagyobb szemcsikjuk van mint a tojóknak (**2. ábra**).



2. ábra. A tojó függőcinegék szemcsikja kisebb (A, 1.04 cm^2), mint a hímeké (B, C). A közepen lévő hím szemcsikja viszonylag kicsi (B, 1.10 cm^2), míg a jobboldali hímé nagy (C, 1.80 cm^2 , Kingma *et al.* MS).

4. A hímek szemsávjának és fészekméretének hatása a tojók párválasztására

A fenti három tényező közül két jelleg hatásását kísérletesen vizsgáltuk a tojók párválasztásában (Pogány & Székely MS). Ennek érdekében építettünk egy párválasztási kamrát, amiben 16 tojó párválasztását teszteltük. A kísérleti futtatások során a stimulusokra reagáló tojók mozgását videorendszerrel követtük. A két jelleg (szemsáv és fészekméret) hatását faktoriális elrendezésben vizsgáltuk, két szinttel (kicsi-nagy) mindkét jellegre nézve. A sorrend, hely, makett hatásokat a kísérlet tervezésekor figyelembe vettük, és kontrolláltunk rájuk. Ezzel az elrendezéssel kimutattuk, hogy a tojók preferálják a nagyobb szemsávú hímeket, míg a fészekméret nem befolyásolja a párválasztás kimenetelét. Laboreredményeink konzisztensek a terepi vizsgálatok eredményeivel (lásd 3. pont).

A jövőben két irányban szeretnénk továbbfejleszteni ezt a kísérletet. (i) Adva, hogy a fészekméret hatására a különböző vizsgálatok (Hoi *et al.* 1994, Schleicher *et al.* 1996 és Szentirmai 2005, Pogány & Székely MS) egymásnak ellentmondó eredményeket adtak, egy új párválasztási kísérletet tervezünk amiben a fészekméret szerepét tovább vizsgáljuk a párválasztásban. Hipotézisünk, hogy a tojók fészekméretre mutatott preferenciája függ a külső hőmérséklettől. (ii) Egy másik vonalon a párválasztási laborkísérleteinket a jövőben kiegészítjük a hímek énekére végzett választási kísérlettel, mivel terepi adatok alapján (3. pont), és más énekesmadárfajok párválasztási viselkedése alapján az ének szerepe valószínűsíthető.

5. A szemsáv és a testsúly szerepe a hím-hím versengésben

A hímek szemsávja mellett, hogy a tojók számára a vonzóságot jelöli, jelentéssel bírhat a hím fajtársak felé is, amennyiben e jelleg alapján mérik fel a dominancia-viszonyaikat. Ennek tesztelésére a beltéri aviáriumban a dominancia vizsgálatára alkalmas helyiséget (aréna) alakítottunk ki. A kísérlet során egy élő tojót helyeztünk az aviárium egy elszeparált részébe, majd két adult hímét tettünk be az aréna fennmaradó területére. A kísérleti futtatások alatt becsültük mindkét hím távolságát a tojótól. A vizsgálatban használt 9 hím viselkedése a null hipotézissel volt konzisztens,

azaz sem a szemsúlyuk sem pedig testsúlyuk nem állt kapcsolatban a tojótól becsült távolságukkal (Pogány *et al.* MSa).

6. Fióka ivararány

Változtatják-e a tojó függőcinegék fészekaljaik ivararányát? A fiókák ivarának megállapítására PCR alapú módszert használtunk, a fiókákból és tojásokból kivont DNS felhasználásával. Speciális nehézséget jelentett a biparentálisan dezertált tojások szexálása: ezeket mesterségesen keltettük amíg az embrionális fejlődés beindult. 4 éves adatsorunk (2002 - 2005) felhasználásával két fő hipotézist teszteltünk. (i) A fiókaivararány eltér-e az egyenlőtől. Érdekes módon, három évben a fiókaivararány nem tért el a 50 hím : 50 tojótól, míg 2005-ös fiókák között szignifikánsan több hímeket találtunk (van Dijk *et al.* MS). Az évek közti különbségek lehetséges okait jelenleg teszteljük. (ii) Egyedi szinten az optimális fióka-ivararány eltérhet az egyenlőtől, a hím és nőstény utódok relatív fitneszét befolyásoló számos tényező hatásának következtében. Ezen hipotéziscsoporton belül teszteltük a fiókaivararány szezonális változását, továbbá a hímek szemcsikjének és a tojók kondíciójának hatását a fiókaivararányra. Az eddigi analízisek azonban egyik hatást sem mutatták ki (van Dijk *et al.* MS).

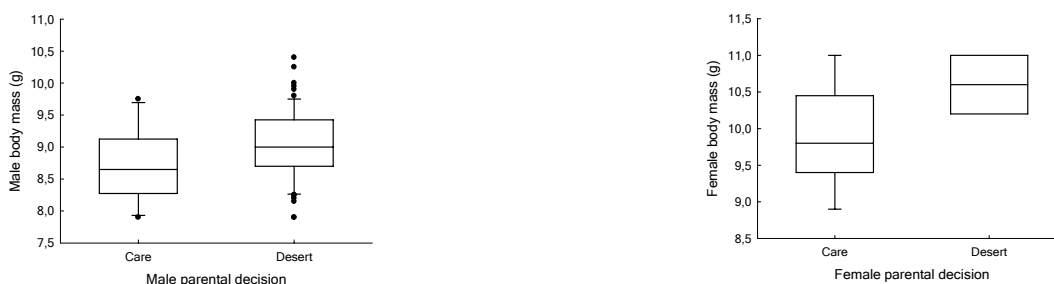
7. A fészekelhagyás folyamata

Kutatásunk egyik célja volt, hogy felderítsük a fészekelhagyáshoz (dezertálás) vezető folyamat részleteit (van Dijk *et al.* átdolgozás alatt). *Egyezkednek-e a szülők afölött, ki gondozzon?* A kérdés megválaszolásának érdekében egyrészt vizsgáltuk a nemek fészekelhagyási sorrendjét a biparentálisan dezertált fészkeknél, hiszen az egyik nem következetes elsőként dezertálásával a másik nem ezt az információt is figyelembe veheti annak eldöntésében, hogy ő maga gondozzon-e vagy szintén dezertáljon. Másrészt megfigyeléseket végeztünk a függőcinege párokon, azaz a hímek párbaállása és az egyik szülő fészekelhagyása közötti időtartam alatt. Eredményeink azt mutatják, hogy a dezertálás folyamata nagyon gyors: a biparentálisan dezertált fészkek túlnyomó többségében a két szülő egyetlen napon belül hagyja el a fészekaljat.

Vizsgálataink alapján úgy tűnik, a szülők nem jelzik egymás felé dezertálási szándékukat. Mivel az elsőként dezertálás mindkét nem számára előnyt jelent, úgy gondoljuk, hogy mindkét nem számára kifizetődő ha dezertálási szándékát elrejtí párja előtt (van Dijk *et al.* átdolgozás alatt).

8. Egyedi jellegek és az utódgondozás kapcsolata

Befolyásolja-e a hím függőcinegék minősége utódgondozó viselkedésüket? Két hím jelleget vizsgáltunk: a kondíciót (Bleeker *et al.* 2005) és fészekméretet (Szentirmai *et al.* 2005). A kondíció és utódgondozás között meglepő kapcsolat volt: a jó kondícióban lévő cinegék gyakrabban dezertáltak mint a rossz kondícióban lévők: ez a hímekre és tojókra egyaránt fenn áll (**3. ábra**). Azt is kimutattuk, hogy a nagy fészket építő hímek a várákozásnak megfelelően gyakrabban dezertáltak kis fészekű társaiknál (Szentirmai *et al.* 2005).



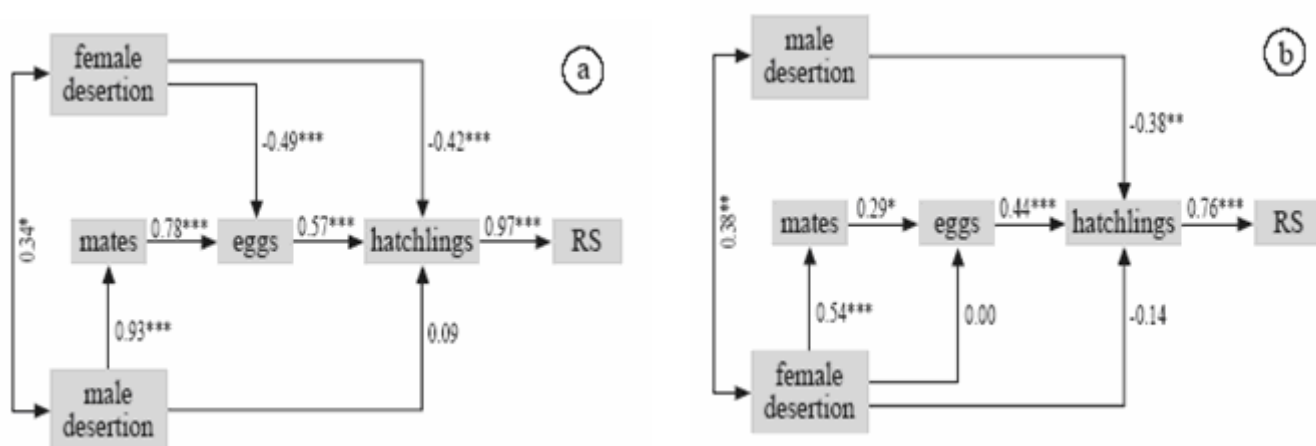
3. ábra. A dezertáló hímek (baloldal) és tojók (jobb oldal) nagyobb testsúlyúak mint a gondozók (logisztikus regresszió, hímek: $p = 0.043$, tojók: $p = 0.004$, Bleeker *et al.* 2005).

9. Mennyire konzisztens az egyedek dezertáló viselkedése?

Ebben a projektben azt vizsgáltuk, hogy a dezertálás milyen mértékben vezethető vissza külső környezeti és genetikai okokra. A párbaállt hím és tojó egyedek 2002-2005 közötti ismételt fészkelési kísérleteit analizáltuk hogy kiderítsuk mennyire következetes a hímek és tojók dezertáló és gondozó viselkedése (Pogány *et al.* MSb). Monte Carlo szimulációval kimutattuk, hogy mind a hímek mind pedig a tojók dezertálási viselkedése konzisztens, tehát e viselkedések genetikai befolyás alatt állnak. Továbbá mind a hím, mind a tojó egyedek nagyobb valószínűséggel dezertáltak a szezon első felében, és nagyobb valószínűséggel gondoztak a szezon második felében. Az utóbbi eredmények egyik lehetséges magyarázata a párosodási esélyek szezonális változása lehet.

10. Szexuális konfliktus a függőcinege utódgondozásában

A szexuális konfliktus elméletének a legfontosabb predikciója, hogy az a viselkedés ami növeli a hímek reprodukív sikerét, hátrányos lehet a másik nemnek. Ezt a predikciót elsőnek teszteltük az utódgondozási kontextusban a fehérhavi függőcinegék reprodukív sikerességének kiszámításával. Az analíziseink azt mutatják, hogy a függőcinegénél mindkét félnek megéri dezertálni és újabb fészkeljárt létrehozni. A dezertálás növeli mind a hímek, mind pedig a tojók szaporodási sikerét, ugyanakkor azonban csökkentik a párjuk szaporodási sikerét (4. ábra, Szentirmai *et al.* benyújtott kézirat).



4. ábra. A dezertálás és a gondozás hatása a hím (a) és tojó (b) függőcinegék szaporodási sikerére. Path-analízis: a nyilak közvetlen hatásokat mutatnak a magyarázó és a válaszváltozók között, a nyilakon elhelyezett számok az adott összehasonlításra vonatkozó standardizált path-együtthatók. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

11. A párosodási esélyek szerepe a függőcinege utódgondozásában

Az utódgondozás evolúció kutatásának az egyik alapvető kérdése, hogy egyes fajoknál miért a hímek, míg másoknál a tojók gondozzák az utódokat? A legelfogadottabb, mégis bizonyítékokkal kevésbé alátámasztott elképzelés az, hogy az a nem hagyja el az utódokat, amelyiknek jobb a párosodási esélyei. Ezt a hipotézist úgy teszteltük, hogy összevetettük a párok közelében (1 km-en illetve 4 km-en belül) jelenlévő szabad hímek és tojók számát a hím és a tojó szülő utódgondozási döntésével (gondoz vagy dezertál). Kimutattuk, hogy az ilyen módon mért párosodási esély sem a hím, sem pedig a tojó döntését nem befolyásolja (Szentirmai *et al.* MS). A hím és a tojó dezertálás esélye azonban jelentős szezonális mintázatot mutat, amit nehéz a párosodási esélyektől elválasztani.

12. Párosodási esélyek és diszperzió

A párosodási esélyek kialakításában nagy szerepet játszhat a diszperzió, ami befolyásolja a lokális ivararányokat. Ugyanakkor a diszperzió maga is lehet a párosodási esélyek függvénye. Egy vizsgálatban a hímek és tojók fészkelőhelyhűségét elemeztük és megállapítottuk, hogy a tojók egymást követő fészkei nagyobb távolságra vannak egymástól, mint a hímek fészkei (Mészáros *et al.* 2006). Úgy tűnik, hogy a hímek helyhűségét a körülöttük lévő kompetitor hímek száma befolyásolja: minnél több a vetélytárs, annál inkább hűek a fészkelőhelyükhöz. A tojók pedig annál kisebb távolságokat tesznek meg, minnél több potenciális partner van a fészkek körül (Kajdócsi 2005).

Irodalomjegyzék

- Arnqvist, G. & Rowe, L. 2005. *Sexual conflict*. Princeton University Press.
- Bleeker, M., Kingma, S.A., Szentirmai, I., Székely, T. & Komdeur, J. 2005. Body condition and desertion strategy in the penduline tit. *Behaviour* 142: 1465-1478.
- Chapman, T., G. Arnqvist, J. Bangham & L. Rowe. 2003. Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 41-47.
- Hoi, H., Schleicher, B. & Valera, F. 1994. Female mate choice and nest desertion in penduline tits, *Remiz pendulinus* - the importance of nest quality. *Animal Behaviour* 48: 743-746.
- Houston, A. I., T. Székely & J M McNamara. 2005. Conflict over parental care. *Trends in Ecol Evol* 20: 33-38.
- Kajdócsi, S. 2005. A függőcinege költésszeznonon belüli fészkelőhely-hűsége. Szakdolgozat, Szegedi Tudományegyetem, Szeged.
- Kingma, S. A., Szentirmai, I., Székely, T., Bókony, V., Bleeker, M., Liker, A. & Komdeur, J. Sexual selection and the function of melanin-based eye-stripes in promiscuous penduline tits (kézirat).
- Menyhárt, O., Szentirmai, I., Székely, T. & DeVoogd, T. Attractive males get unfaithful mates: song repertoire, mate choice and female desertion in penduline tits (kézirat).
- Mészáros, A.L., Kajdócsi, S., Szentirmai, I., Komdeur, J. & Székely, T. 2006. Breeding site fidelity in penduline tits *Remiz pendulinus* in southern Hungary. *European Journal of Wildlife Research* 52: 39-42.
- Pogány, Á. & Székely, T. Female choice in penduline tit *Remiz pendulinus*: the effects of nest size and male mask size. (kézirat).
- Pogány, Á., Meredith, A. K. & Székely, T. Eyestripe size and body mass in relation to dominance in the penduline tit (kézirat, a).
- Pogány, Á., Szentirmai, I., Komdeur, J., Hurst, L. & Székely, T. Consistency of desertion behaviour in penduline tit (kézirat, b).
- Schleicher, B., Hoi, H. & Valera, F. 1996. Seasonal change in female mate choice criteria in penduline tits (*Remiz pendulinus*). *Ardeola* 43: 19-29.
- Szentirmai, I. 2005. Sexual conflict in penduline tit *Remiz pendulinus*. Doktori értekezés, Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest.
- Szentirmai, I., Komdeur, J. & Székely, T. 2005. What makes a nest-building male successful? Male behavior and female care in penduline tits. *Behavioral Ecology* 16: 994-1000.
- Szentirmai, I., Székely, T., Kosztolányi, A. & Komdeur, J. Breeding system of sequentially polygamous penduline tits: does mating opportunity influence clutch desertion? (kézirat).
- Szentirmai, I., Székely, T. & Komdeur, J. Sexual conflict over care: antagonistic effect of clutch desertion on reproductive success of penduline tits. *Proceedings of the Royal Society of London* (benyújtott kézirat).
- van Dijk, R.E., Mészáros, A.L., van der Velde, M., Yang, X., Szentirmai, I., French-Constant, R., Komdeur, J., and Székely, T. Offspring sex ratio in penduline tits *Remiz pendulinus*. (kézirat) .
- van Dijk, R.E., Szentirmai, I., Komdeur, J., and Székely, T. Sexual conflict over parental care in Penduline Tits: the process of clutch desertion. *Ibis* (átdolgozás alatt).